第 38 卷第 11 期 2018 年 6 月
生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA
Vol.38,No.11 Jun.,2018

DOI: 10.5846/stxb201705030815

何念鹏,刘远,徐丽,温学发,于贵瑞,孙晓敏.土壤有机质分解的温度敏感性:培养与测定模式.生态学报,2018,38(11):4045-4051.

He N P,Liu Y, Xu L, Wen X F, Yu G R, Sun X M.Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition: New insights into models of incubation and measurement.Acta Ecologica Sinica,2018,38(11):4045-4051.

土壤有机质分解的温度敏感性:培养与测定模式

何念鹏[1,2,*],刘 远[1,2],徐 丽[1],温学发[1,2],于贵瑞[1,2],孙晓敏[1,2]

1 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室,北京 100101

2 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

摘要:土壤有机质分解的温度敏感性(Q_{10})不仅是生态学和土壤学研究的核心科学问题之一,也是全球变化生态学研究的热点领域。国内外学者对 Q_{10} 的影响因素或机制开展了大量卓有成效的研究工作,并有不少相关的综述或展望;然而,迄今为止有关培养与测定模式的探讨却非常少。鉴于培养和测定模式对研究结果的重要性,在简要描述 Q_{10} 定义、基本理论和计算方法的基础上,重点比较了当前 Q_{10} 研究的不同培养和测定模式及其优缺点。结合最新研究进展,重点介绍了新发展的连续变温培养+连续自动测试模式,并简要阐述了新模式的应用前景。通过探讨,希望能为国内从事 Q_{10} 研究的学者提供一定的经验与借鉴;同时,希望能引起青年科研人员重视研究方法、技术和仪器的研发,更好更快地推动原创性研究。

关键词:土壤呼吸;温度敏感性;室内培养;微生物;适应性;底物

Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition: New insights into models of incubation and measurement

HE Nianpeng[1,2,*], LIU Yuan[1,2], XU Li[1], WEN Xuefa[1,2], YU Guirui[1,2], SUN Xiaomin[1,2]

1 *Key laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101, *China*

2 *College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*

Abstract: The temperature sensitivity (Q_{10}) of soil organic matter decomposition is not only one of the core issues in ecology and soil science but also one of the key topics in global change ecology. Some scientists have studied the underlying mechanisms and factors that influence Q_{10} using empirical methods. However, few previous studies considered the methods used for soil incubation and soil respiration measurement. In this study, we briefly introduce the theory and methods by which Q_{10} is calculated. We examine advantages and disadvantages of two approaches commonly used in soil incubation and soil respiration measurement. Furthermore, we describe a newly developed method that includes continuous incubation with variable temperature and rapid automatic measurement. Finally, we discuss the potential applications of this novel approach, which can result in a more accurate determination of Q_{10}. More importantly, we emphasize the need for young scientists in China to critically examine their methodology, as well as to develop new instrumentation and integrate new technology into their research

Key Words: soil respiration; temperature sensitivity; incubation; microbe; acclimation; substrate

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31770655, 31470506); 国家重点研发计划项目(2016YFC0500102); 中国科学院地理科学与资源研究所可桢杰出青年人才项目(2013RC102)

收稿日期:2017-05-03; **网络出版日期**:2018-03-02

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: henp@ igsnrr.ac.cn

1 土壤有机质分解及其对温度变化的响应

土壤有机质是陆地生态系统最大的碳库,储存了约1500 Pg有机碳(1 Pg=10^{15} g)[1]。土壤有机质分解所释放的CO_2是陆地生态系统与大气间最大的气体交换通量之一(60 Pg C a^{-1}),约为化石燃料燃烧的10倍[2]。大量研究表明:土壤有机质分解速率(R或土壤呼吸速率)与环境温度关系非常密切;在未超过土壤微生物活性最适温度的情况下,R与温度整体呈正相关关系,并可用直线方程、指数方程或幂函数方程等来描述[3]。土壤有机质分解速率及其对温度的响应,长期以来一直是生态学和土壤学研究的核心问题之一。在全球变暖背景下,土壤有机质分解对温度变化的响应很大程度影响着陆地生态系统对全球气候变化反馈效应,成为近二十年研究的热点[4-5]。目前,世界各地的科学家,采用室内培养、野外控制实验、模型模拟等多种途径,揭示土壤有机质分解对温度变化的响应。受篇幅的限制,本文主要聚焦在土壤有机质分解的室内培养方法与测定模式。

2 土壤有机质分解温度敏感性的定义、理论基础与主要计算方法

2.1 土壤温度敏感性定义及其重要性

土壤有机质分解速率(R)对温度变化的响应非常敏感。长期以来,科学家广泛地采用指数方程描述温度对有机质分解的影响,并形成了简单的经验模型,这些模型都主要是从Hoff和Lehfeldt[6]提出的化学反应的温度指数模型中派生而来。在具体操作上,科研人员采用温度敏感性参数(Temperature sensitivity, Q_{10})来刻画土壤有机质分解对温度变化的响应程度[3,7-8]。通常,Q_{10}是指温度每升高10 ℃状况下,R所增加的倍数;Q_{10}值越大,表明土壤有机质分解对温度变化就越敏感。Q_{10}不仅取决于有机质分子的固有动力学属性,也受到环境条件的限制。

Q_{10}能抽象地描述土壤有机质分解对温度变化的响应,在不同生态类型系统、不同研究间架起了一个规范的和可比较的参数。因此,Q_{10}一经提出就广受关注,并成为过去几十年土壤学和生态学研究的核心内容之一。科学家围绕Q_{10}时空变异和影响机制等开展了大量研究工作[3-4],Q_{10}也成为了绝大多数机理模型的重要参数。然而,由于不同传统培养模式与测试方法的可比性较弱,科学家在短期内难以给机理模型(尤其是大尺度模型)提供一套兼顾时空变异特征的Q_{10}参数,许多模型仍是依据土壤酶动力学特征推导而将Q_{10}设定为2.0或1.5[9-10]。根据IPCC第五次评估报告,过去130年全球气温升高约0.85 ℃,并且全球气温升高的趋势仍会继续[5]。因此,气候变暖如何影响土壤有机质分解,以及陆地生态系统如何响应气候变暖就倍受关注。鉴于科学家已经对Q_{10}影响因素、控制机制和区域变异等进行了多方面的综述[3-4],本文重点探讨室内培养与测试方法对Q_{10}的影响。

2.2 Q_{10}时空变异与影响机制研究中的重要理论基础

为了更好地理解培养模式和测试方法的影响,首先回顾一下在Q_{10}时空变异与影响机制研究的理论基础;其中,两个非常重要的理论基础是Arrhenius方程和Michaelis-Menten方程。

(1) Arrhenius方程

早期,人们采用从经典化学反应中衍生出来的指数方程来描述土壤有机质分解与温度变化之间的关系,但后来Arrhenius指出即使放热的化学反应,也需要一点“推力”来促使反应发生,这个“推力”叫做“活化能”。因此,Arrhenius[11]于1889年根据动力学原理发展了Arrhenius方程:

$$k = Ae^{-\frac{E_a}{RT}} \tag{1}$$

式中,k是反应速率常数,A是拟合参数,E_a是反应所需要的活化能(J^{-1} mol^{-1}),R是气体常数(8.314 K^{-1} mol^{-1}),T是开氏温度[3]。

Arrhenius方程的内涵:具有复杂分子特性的有机质(如:难分解有机质、复杂有机质,以及矿物吸附有机质)具有较低的分解速率,分解过程需要更高的活化能,因此具有更大的Q_{10}值。换句话说:随着温度增加,具

有足够能量参与反应的分子增加相对减少,导致温度敏感性降低[3]。此外,Arrhenius 方程表明温度敏感性随着有机质稳定性的增加而增加,因为稳定的底物需要更高的活化能而变得不活跃。这也意味着稳定的碳库比易分解的碳库对温度变化更加敏感。

Arrhenius 方程的局限性:虽然 Arrhenius 方程在许多研究中都被应用或证明,但是只有在底物有效性不受限制的条件下最为适用,此时获得的温度敏感性被称为土壤的固有温度敏感性[3]。然而,土壤有机质分解还经常受到土壤水分和底物有效性等因素的影响,当土壤底物有效性较低或底物严重受限制的条件下,Arrhenius 方程不再适用,此时的温度敏感性被称为表观温度敏感性[3];随着研究的深入,科研人员提出米氏方程(Michaelis-Menten equation)来补充解释该现象。

(2)Michaelis-Menten 方程

$$R_S = V_{max} \times [S] / (K_m + [S]) \quad (2)$$

式中,[S]是底物有效性,也是在酶活性位点处的底物浓度;V_{max}是给定温度下的最大反应速率;K_m是米氏常数[11],代表酶与底物的亲和能力,用最大速率一半(V_{max}/2)时的底物浓度表示,也是反映温度敏感性的重要参数[12-13]。

米氏方程的理论基础:K_m和 V_{max}均是对温度变化敏感的参数,当底物浓度[S]充足,并且温度没有超过酶活性的最适温度时,K_m对反应的影响不重要,这时 V_{max}对温度的响应决定了反应速率的温度敏感性。这一过程只取决于基于 Arrhenius 方程的酶催化作用。V_{max}随着温度升高逐渐升高。然而,当底物有效性较低时(当 S 与 K_m大致相当或远低于 K_m),K_m成为一个重要影响因子,这时分解速率取决于酶和底物的浓度。由于 K_m和 V_{max}均随着温度升高而增加,因此 K_m和 V_{max}的温度敏感性会相互抵消[3]。这种"抵消作用"在底物浓度很低的时候尤为明显。Michaelis-Menten 方程可以更好地解释外来物质输入或底物消耗情景下的 Q_{10}变化。

2.3　Q_{10}主要计算方法

Q_{10}计算方法主要有以下几种:

(1)指数方程推算法

经验模型认为土壤有机质分解速率随温度增加呈指数上升。

$$R_S = A \times e^{bT} \quad (3)$$

$$Q_{10} = e^{10b} \quad (4)$$

式中,R_S 是土壤有机质分解速率,A 是指数方程拟合参数,b 是温度敏感性系数,T 是培养温度。

(2)直接定义法

根据 Q_{10}定义,在相同的培养时间计算不同培养温度下土壤有机质分解速率的比值。

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1}\right)^{\frac{10}{T_2 - T_1}} \quad (5)$$

式中,T_1和 T_2是培养温度,R_1和 R_2分别是温度 T_1和 T_2下土壤有机质的分解速率。

(3)等碳库法

在长期培养条件下,高温会促进土壤快速分解,底物消耗较大;因此,在相同培养时间下,不同培养温度下的底物质量存在较大差异。为了克服等时间方法造成的底物消耗问题,Conant 等[14]提出利用不同培养温度下分解相同比例的碳所用时间的比值来表示 Q_{10}。

$$Q_{10} = \left(\frac{t_1}{t_2}\right)^{\frac{10}{T_2 - T_1}} \quad (6)$$

式中,T_1和 T_2是培养温度,t_1和 t_2分别是在温度 T_1和 T_2下分解相同土壤有机碳所需要的时间。该方法有两个重要的前提假设:1)在不同培养温度下,参与反应的微生物类群理论上是相同的;2)在不同培养温度下,参与分解的有机质组分的化学特性在时间序列上都是从易分解到难分解。

(4)模型方法

利用一阶动力学的单库或多库模型拟合土壤有机质分解累积曲线,得到拟合的温度敏感性参数 k,然后根据公式 7 计算 Q_{10}[15]。

$$C_{cum} = \sum_{i=1}^{3} iC_0 \cdot (1 - e^{kt \cdot Q_{10}{}^{(T_2 - T_1)/10}}) \tag{7}$$

式中,C_{cum}是累积分解释放的 CO_2量,C_0是土壤初始有机碳含量,t 是培养时间, Q_{10}和 k 是模型拟合的参数,T_1和 T_2是培养温度。

3 Q_{10}研究的传统室内培养与测试模式及其优缺点

科研人员以土壤有机质分解对温度变化的响应特征、Q_{10}计算方法和基本理论为基础,设计并发展了一系列经典的室内培养与测试模式,并被广泛应用。

3.1 恒温培养+间断测定模式(模式 A)

室内培养实验中,传统的 Q_{10}研究大多采用了恒温培养+间断测试模式[4,14](图 1A)。例如,Conant 等采用这种模式测定了不同土地利用方式下土壤有机质的温度敏感性的变化,结果发现温度敏感性与土壤有机质质量密切相关[4]。通常,根据不同实验目的或实验室条件,研究人员先设置 3—6 个恒定温度对土壤进行培养(如 5、10、15、20、25、30 ℃等),然后在天、周、月间隔,测定 R_S;在测试方法上,大多采用碱液吸收法或气相色谱法进行测定,然后再利用所测定的 R_S和对应温度计算 Q_{10}。该模式最大优点是操作简单、对仪器要求不高,

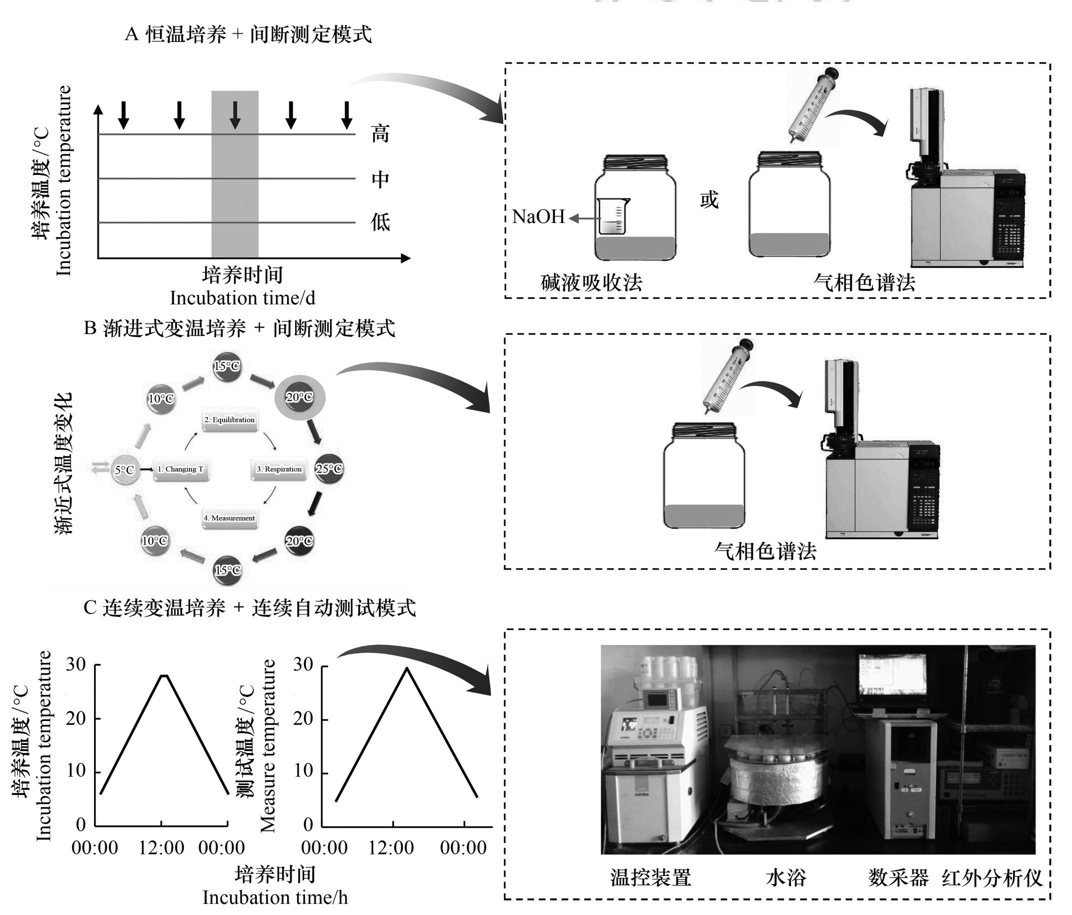


图 1 土壤有机质温度敏感性研究的 3 种主要培养与测试模式

Fig.1 Three models of incubation and measurement modes for the studies of the temperature sensitivity of soil organic matter (SOM) decomposition

几乎所有实验室均具备该模式所需条件。

然而,从理论和实践角度来看,模式 A 存在明显缺陷,一定程度上会影响实验结论的准确性和可靠性。具体概括如下:1)在恒定温度下培养,土壤微生物可能会对特定温度产生适应性,从而对实验结果产生影响。研究发现,在不同恒定温度培养下,土壤微生物的结构和功能具有明显的分化和差异[16]。2)恒定培养温度会导致不同处理样品间的底物消耗不一致,尤其是高温 *vs*.低温和短期 *vs*.长期,可通过改变底物有效性而对实验结果产生明显影响。例如,将土壤样品分别在 5、15、25 ℃培养一段时间,25℃培养会导致土壤样品中易分解组分的快速消耗,甚至引起活性底物供应不足;由于长期高温培养时会导致土壤底物消耗很大,从而低估 Q_{10}。3)由于模式 A 方法本身的限制,使得大多数研究只能采用较少的温度系列(3—5 个),导致用于计算 Q_{10} 的不同温度的数据偏少。由于计算过程中大多是采用曲线拟合,较少的温度处理水平会影响 Q_{10}拟合精度。4)模式 A 测试过程比较费时费力,难以同时或对大批样品进行测试。

3.2　渐近式变温培养+间断测定模式(模式 B)

为了弥补模式 A 的不足,特别是克服模式 A 从方法及机理上难以准确估算 Q_{10}的问题,近年来科研人员发展了渐进式变温培养+间断测定模式[8](图 1B)。例如,Fang 等采用这种渐近式变温培养模式研究了不同有机质组分温度敏感性的差异,发现易分解有机质和难分解有机质对温度变化具有相同的敏感性[8]。另外,Ding 等也采用该方式研究了不同高寒草地生态系统土壤有机质分解温度敏感性的区域变异及其控制机制[17]。简单而言,该模式对同一批土壤样品采用逐渐升温,然后再降温的培养方式,同时配套低频度的间断测定模式测定土壤有机质分解速率。首先,将土壤样品在适宜的温度下培养 3—7 d,实现土壤样品活化并防止脉冲式效应对实验结果的干扰。随后,采用气象色谱或者 CO_2红外气体分析仪的方法测定土壤样品的分解速率,在完成特定温度的测试任务后,将培养温度升高到预先设定的温度,并在土壤样品适应和稳定一段时间后,测定该温度状况下的土壤有机质分解速率;依序升温直到预定的最高温度,随后再采用逆向降温模式进行随后的培养与测试[17-19]。

该模式较好地克服了模式 A 的前两个缺陷,即土壤微生物对恒定培养温度的适应性以及不同培养温度底物消耗不均的缺点,是对传统方法学的重要改进。然而,在实际操作过程中,模式 B 仍然存在一些问题:1)该方法更适用于短期的培养实验,难以开展长期测试。例如,对同一批样品,我们很难准确确定底物消耗成为限制性条件时的培养时间,我们只能凭借经验假设短期内(如 1—7d)不会出现底物供应受限;因此,模式 B 难以适用于底物贫瘠或长期培养样品。2)在测定方法上,模式 B 依然采用传统气相色谱法(CO_2红外分析法)的手动测试模式;同时,由于这种变温过程较为繁琐,导致一般温度处理系列约为 4—6 个,难以克服因数据量不足而引起的 Q_{10}误差。3)变温培养及测试过程较为繁琐、费时费力,难以同时对大量样品进行测试。

4　Q_{10}研究的新一代培养与测试模式(模式 C)

毋庸置疑,近年来有关 Q_{10}研究的蓬勃发展,模式 A 和模式 B 起到了非常大的推动作用。如第 3 节中的讨论,它们在理论和操作上仍然存在缺陷,有待进一步改进。因此,改进和发展新 Q_{10}的培养和测试模式,不仅有助于推动 Q_{10}研究朝着精准化方向发展,还有助于拓展和深化 Q_{10}的机理研究。

在 Cheng 和 Virginia[20] 和 He 等[21] 研究的基础上,我们发展了连续变温培养结合连续-高频土壤微生物呼吸速率的测定装置与技术,催生了 Q_{10}研究的连续变温培养+连续自动测试的新模式(图 1, 模式 C)[22-25]。模式 C 充分利用连续变温培养+连续-高频土壤微生物呼吸测定装置联用的优势,实现了对土壤样品连续变温培养,基本克服了恒温培养模式(模式 A)土壤微生物对特定培养温度的适应性和底物消耗不均的重要缺陷。模式 C 通过开发连续-高频土壤微生物呼吸测定系统,可结合培养过程的温度特征,在升/降温过程中对每个样品进行连续的、高频度的测试(2—20min/次),通过测定更多温度下土壤微生物呼吸速率来提高 Q_{10}的拟合精度。同时,模式的培养与测试过程非常简单快捷,有利于开展大量样品测试或大尺度联网研究。然而,模式 C 对实验设备投入要求较高,亟需开发成套的商业设备来推动其广泛的应用。目前,基于 He 等[21] 原型

机的基础上,已经开发了商业化的定型产品并公开销售(Pri-8800, 原生态有限公司, 北京),为大面积推广模式 C 提供了设备和技术保障。通过上述分析,不论是从基本理论还是操作角度,模式 C 均优于模式 A 和 B,具有非常广泛的应用前景。

5 连续变温培养+连续自动测试模式的应用前景展望

连续变温培养+连续自动测试模式(模式 C)基本克服了传统的 Q_{10}研究的主要缺陷(注:它仍然无法解决室内培养与野外状况的差异,但该问题不属于本文讨论范畴),并具有连续变温培养+连续自动测试的特点,具备自动、连续、快速的特点。首先,模式 C 能为大多数实验室提供一种快速测试土壤微生物呼吸速率的通用途径和设备,可替代传统的碱液吸收法和气相色谱法[26-27]。

此外,模式 C 也能在如下方面开展一系列创新性研究:1)利用其自动、连续、快速的特点,开展区域尺度的联网研究,揭示不同区域或植被类型的 Q_{10}变异及其控制机制[25]。受传统培养和测试方法的影响,研究人员很难开展类似的研究,虽然整合分析能一定程度解决这个问题,但也存在不同实验处理条件和实验测定方法造成的高不确定性问题。2)开展 Q_{10}对连续温度变化过程响应研究,更真实的模拟温度变化情况,从而揭示土壤微生物呼吸对温度变化的响应机制[24]。受传统方法的限制,当前大多数研究均在小时、天、周尺度来开展,并没有揭示真实的温度日动态。3)更好地开展土壤微生物对水分或资源快速变化情景下的研究[23]。例如,降水脉冲是干旱-半干旱区的常见现象,土壤微生物活性(碳矿化速率或氮矿化速率)对水分可获得性的响应一直是非常重要又极具挑战性的科学问题;类似的,土壤微生物对外界资源脉冲式供应的响应或激发效应也是近期研究热点。随着模式 C 的广泛使用与进一步改进,尤其是与^{13}C 分析设备相结合,相信会具有更多的应用前景。

6 结论

本文结合 Q_{10}定义、基本理论和计算方法,探讨了当前有关 Q_{10}研究培养和测定模式的优缺点;尤其是结合最近新发展的连续变温培养+连续自动测试模式,前瞻性地提出了一系列应用前景。此外,本文希望能呼吁更多国内年轻科研人员对基本方法、设备改进的重视,更好更快地推动原创性研究。

参考文献(References):

[1] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. Biogeochemistry, 2000, 48(1): 7-20.

[2] Schimel D S, House J I, Hibbard K A, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell B H, Apps M J, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning A S, Field C B, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton R A, Melillo J M, Moore III B, Murdiyarso D, Noble I, Pacala S W, Prentice I C, Raupach M R, Rayner P J, Scholes R J, Steffen W L, Wirth C. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. Nature, 2001, 414(6860): 169-172.

[3] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. Nature, 2006, 440(7081): 165-173.

[4] Conant R T, Ryan M G, Ågren G I, Birge H E, Davidson E A, Eliasson P E, Evans SE, Frey S D, Giardina C P, Hopkins F M, Hyvönen R, Kirschbaum M U F, Lavallee J M, Leifeld J, Parton W J, Steinweg J M, Wallenstein M D, Wetterstedt J Å M, Bradford M A. Temperature and soil organic matter decomposition rates-synthesis of current knowledge and a way forward. Global Change Biology, 2011, 17(11): 3392-3404.

[5] IPCC. Climate Change 2013: The Physical ScienceBasis. Working Group IContribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge and New York: Cambridge University Press. 2013.

[6] van't Hoff J H, Lehfeldt R A. Lectures on theoretical and physical chemistry. Part 1. Chemical Dynamics. London: Edward Arnold, 1898.

[7] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. Global Biogeochemical Cycles, 1995, 9(1): 23-36.

[8] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO_2 efflux on temperature. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33(2): 155-165.

[9] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A, Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. Nature, 2000, 408(6809): 184-187.

[10] Friedlingstein P, Cox P, Betts R, Bopp L, Von Bloh W, Brovkin V, Cadule P, Doney S, Eby M, Fung I, Bala G, John J, Johns C, Joos F,

Kato T, Kawamiya M, Knorr W, Lindsay K, Matthews H D, Raddatz T, Rayner P, Reick C, Roeckner E, Schnitzler K G, Schnur R, Strassmann K, Weaver A J, Yoshikawa C, Zeng N. Climate-carbon cycle feedback analysis: Results from the C^4 MIP model inter-comparison. Journal of Climate, 2006, 19(14): 3337-3353.

[11] Michaelis L, Menten M. L. Die kinetik der invertinwirkung. BiochemischeZeitschrift, 1913, 49(3): 333-369.

[12] Arrhenius S. On the rate of reaction of the inversion of sucrose by acids.ZeitschriftfuerphysikalischeChemie, 1889, 4: 226-248.

[13] Gershenson A, Bader N E, Cheng W X. Effects of substrate availability on the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. Global Change Biology, 2009, 15(1): 176-183.

[14] Conant R T, Drijber R A, Haddix M L, Parton W J, Paul E A, Plante A F, Six J, Steinweg J M. Sensitivity of organic matter decomposition to warming varies with its quality. Global Change Biology, 2008, 14(4): 868-877.

[15] Rey A, Pegoraro E, Jarvis P G. Carbon mineralization rates at different soil depths across a network of European forest sites (FORCAST). European Journal of Soil Science, 2008, 59(6): 1049-1062.

[16] Waldrop M P, Firestone M K. Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions. Biogeochemistry, 2004, 67(2): 235-248.

[17] Ding J Z, Chen L Y, Zhang B B, Liu L, Yang G B, Fang K, Chen Y L, Li F, Kou D, Ji C J, Luo Y Q, Yang Y H. Linking temperature sensitivity of soil CO_2 release to substrate, environmental and microbial properties across alpine ecosystems. Global Biogeochemical Cycles, 2016, 30(9): 1310-1323.

[18] Fang C M, Smith P, Moncrieff J B, Smith J U. Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. Nature, 2005, 433(7021): 57-59.

[19] Xu X, Luo Y Q, Zhou J Z. Carbon quality and the temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition in a tallgrass prairie. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 50: 142-148.

[20] Cheng W X, Virginia R A. Measurement of microbial biomass in Arctic tundra soils using fumigation extraction and substrate-induced respiration procedures. Soil Biology and Biochemistry, 1993, 25(1): 135-141.

[21] He N P, Wang R M, Gao Y, Dai J Z, Wen X F, Yu G R. Changes in the temperature sensitivity of SOM decomposition with grassland succession: implications for soil C sequestration. Ecology and Evolution, 2013, 3(15): 5045-5054.

[22] Wang Q, He N P, Liu Y, Li M L, Xu L. Strong pulse effects of precipitation events on soil microbial respiration in temperate forests. Geoderma, 2016, 275: 67-73.

[23] Wang Q, He N P, Yu G R, Gao Y, Wen X F, Wang R F, Koerner S E, Yu Q. Soil microbial respiration rate and temperature sensitivity along a North-South forest transect in eastern China: Patterns and influencing factors. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2016, 121(2): 399-410.

[24] Li J, He N P, Xu L, Chai H, Liu Y, Wang D L, Wang L, Wei X H, Xue J Y, Wen X F, Sun X M. Asymmetric responses of soil heterotrophic respiration to rising and decreasing temperatures. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 106: 18-27.

[25] Liu Y, He N P, Zhu J X, Xu L, Yu G R, Niu S L, Sun X M, Wen X F. Regional variation in the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in China's forests and grasslands. Global Change Biology, 2017, 23(8): 3393-3402.

[26] He N P, Yu G R. Stoichiometrical regulation of soil organic matter decomposition and its temperature sensitivity. Ecology and Evolution, 2016, 6(2): 620-627.

[27] Zhang X Y, Tang Y Q, Shi Y, He N P, Wen X F, Yu Q, Zheng C Y, Sun X M, Qiu W W. Responses of soil hydrolytic enzymes, ammonia-oxidizing bacteria and archaea to nitrogen applications in a temperate grassland in Inner Mongolia. Scientific Reports, 2016, 6: 32791.